高温对环带锦斑蛾幼虫滞育的抑制作用

华　爱，薛芳森*，李　峰，朱杏芬
（江西农业大学昆虫研究所，南昌　330045）

摘要：本文报道了高温(31℃)对环带锦斑蛾幼虫滞育发生的抑制作用。当幼虫暴露于31℃时，所有个体都继续发育，与光周期无关。在诱导滞育的光周期条件(L12:D12)下，光期的高温配合不同的暗期低温(15～28℃)，导致几乎所有个体滞育，但当暗期为5℃时，滞育率反而下降；相反，当光期的低温配合不同持续时间的暗期高温(31℃)时，则几乎所有的个体都继续发育，这说明高温在暗期发挥着重要的作用。在暗期给予不同时间长度(2、4、6、8、10、12 h)的高温处理，结果表明一个2 h的高温处理就能有效地抑制滞育的发生。在暗期的不同时间给予4 h高温处理，显示了幼虫在暗期开始后的第一个4 h(18:00～22:00)对高温最敏感，完全抑制了滞育的发生。最后讨论了高温调节滞育机制在该虫生活史上的适应意义。

关键词：环带锦斑蛾；高温；滞育；光周期

中图分类号：Q965　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2004)03-0354-06

The role of high temperature in diapause inhibition in larvae of *Pseudopidorus fasciata* (Lepidoptera: Zygaenidae)

HUA Ai, XUE Fang-Sen*, LI Feng, ZHU Xing-Fen (Institute of Entomology, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract: The role of a high temperature of 31℃ in diapause inhibition in *Pseudopidorus fasciata* was investigated. All larvae developed without diapause regardless of photoperiod when they were exposed to a high temperature of 31℃. Under a diapause-inducing photoperiod of L12:D12, nearly all individuals entered diapause when high temperature in the photophase was combined with relatively low temperatures (15 – 28℃) in the scotophase. However, the incidence of diapause significantly declined when the high temperature in the photophase combined with a much low temperature of 5℃ in the scotophase. Nearly all individuals developed without diapause when the high temperature in the scotophase was combined with relatively low temperatures in the photophase, indicating that the high temperature plays an important role in the period of darkness. The effect of durations (2, 4, 6, 8, 10, 12 h) of high temperature on the incidence of diapause showed that a 2 h high temperature exposure was sufficient to inhibit the incidence of diapause. When a 4 h high temperature exposure was used to interrupt the scotophase at different stages, the results showed that the first 4 h in the darkness was the most sensitive part to high temperature exposure and completely inhibited the incidence of diapause. Finally, the adaptive significance of the mechanism of high temperature regulation in life history of *P. fasciata* was discussed.

Key words: *Pseudopidorus fasciata*; high temperature; diapause; photoperiod

滞育是昆虫避开不利的环境条件而停止生长发育的一种适应，也是昆虫生活周期与季节变化保持一致的一种基本对策，主要由遗传因子和环境因子共同调控(Dehrens，1984；Tauber *et al*.，1986；Danks，1987)。在诸多环境因子中，以光周期和温度最为重要，而温度是一种波动较大的环境因子，对昆虫滞育的影响相当复杂。虽然温度作为季节的信号远不如光周期那样精确，但温度的日变化和年变化也能为昆虫提供可预测的季节变化模型。例如，白天温度高，夜间温度低；夏季炎热，冬季寒冷，春秋凉

基金项目：国家自然科学基金项目(30260017)；江西省自然科学基金项目(0230020)
作者简介：华爱，女，1978年生，江西武宁县人，硕士生，研究方向为昆虫滞育生理生态，E-mail：aih.hua@sohu.com
*通讯作者 Author for correspondence，E-mail：fangsen@nc.jx.cn
收稿日期 Received：2003-12-08；接受日期 Accepted：2004-03-23

爽；高温常与长日照同步，低温常与短日照配合等，这些变化规律均对滞育的发生有影响。在长日照昆虫中，高温能够部分抑制或抵消短日照对滞育的诱导作用，低温则能促进短日照诱导的滞育（Tauber *et al.*，1986；Danks，1987）。在短日照昆虫中，高温常促进了长日照诱导的夏季滞育，低温则有利于夏季滞育的解除（Masaki，1980；李爱青和薛芳森，2002）。在一些昆虫中，温度对光周期滞育诱导的影响显示了可能存在一个高温阈值，当温度高于这个阈值温度时，光周期的作用消失，滞育完全被抑制（Chippendale and Reddy，1973；Brown，1985）。然而，高温对滞育的影响至今缺乏系统研究。

环带锦斑蛾 *Pseudopidorus fasciata*（Felder and Felder）是一种长日照型昆虫，以 4 龄幼虫进入滞育，感应光周期的敏感阶段出现在幼虫期的最初 9 天（Xue and Kallenborn，1998）。该虫的光周期反应实验表明，在 30℃以下，其滞育的诱导完全取决于暗期的长度，当暗长超过临界暗长（10.5 h）时，滞育被诱导；而当平均温度为 30.5℃时，临界暗长明显延长（在 15～17 h 之间），显示了高温对滞育发生的抑制作用（Wei *et al.*，2001）。这些研究结果启发了我们开展高温对环带锦斑蛾滞育抑制作用的实验，以便探明高温对滞育影响的作用特点。

1　材料与方法

1.1　供试虫源及方法

将从野外采集的环带锦斑蛾越冬代老熟幼虫在养虫室内自然条件下饲养至结茧，成虫羽化后接到养虫笼中让其自然交尾，交尾的成虫放入烧杯产卵。幼虫孵化后立即接入透明的塑料盒中，并随即转到不同的光温组合条件下饲养，直至幼虫的滞育被诱导。幼虫用中华山帆 *Symplocos chinensis* 的新鲜叶片饲养，每盒接虫数不少于 60 头。

除 5℃的低温试验外，所有试验均在光照培养箱（LRH-250-G 型）中进行，光照强度为 500～700 lx，箱内的温度变化为 ±0.5℃。温度转变和暗期处理均采用人工方法进行。

1.2　滞育的判断

环带锦斑蛾的滞育幼虫非常容易判断，幼虫处理 15 天后，滞育个体明显较小，体色变为红褐色，常群聚在一起，并停止取食或仅少量取食；非滞育个体很大，体色为鲜黄色，无群聚现象，取食量很大。

2　结果与分析

2.1　不同光温组合下环带锦斑蛾幼虫的滞育率

采用 25℃、28℃和 31℃分别配合光周期 L12:D12（诱导滞育的光周期）和 L16:D8（抑制滞育的光周期）测试了该虫的滞育反应。从表 1 可看出，在长光照（L16:D8）条件下，三种温度下的所有个体均不滞育；短光照（L12:D12）时，25℃、28℃下的个体几乎全部滞育，31℃下的个体却仍然全部发育。结果表明，31℃高温能够完全消除短日照对滞育诱导的作用。

表 1　不同光温组合下环带锦斑蛾幼虫的滞育率

Table 1　Incidence of larval diapause in *Pseudopidorus fasciata* in response to different photoperiod-temperature combinations

	L12:D12			L16:D8		
	25℃	28℃	31℃	25℃	28℃	31℃
供试虫数 Number of larvae tested	84	85	54	70	87	72
滞育率 Diapause rate (%)	100	93.4	0	0	0	0

2.2　高温在光-暗循环中对幼虫滞育的抑制作用

在该虫滞育诱导的光周期反应中，暗期的长度起了决定作用（Wei *et al.*，2001）。那么在高温的影响中，暗期的高温是不是较光期的高温重要呢？为此，我们设计了两组试验，两组试验均在诱导滞育的光周期（L12:D12）下进行。第一组试验光期的温度均为 31℃，暗期温度分别为相对低的温度（5℃、15℃、18℃、20℃、22℃、25℃和 28℃）；第二组试验相反，暗期的温度均为 31℃，光期的温度分别为相对低的温度（18℃、20℃、22℃、25℃和 28℃）。结果显示，31℃的光期高温配合不同的暗期低温，几乎导致 100%个体进入滞育，但 5℃的暗期低温例外，滞育率反而下降，仅为 37.0%（图 1A）；31℃的暗期高温配合不同的光期低温几乎导致 100%个体继续发育（图 1B）。这一结果充分表明高温在暗期发挥了重要作用。

2.3　暗期高温持续时间对滞育的抑制作用

为了探明抑制幼虫滞育的最短高温持续时间，在 25℃，L12:D12 条件下，在暗期开始后第 1～2、1～4、1～6、1～8、1～10、1～12 h 给予 31℃高温处理。从图 2 可看出，高温在暗期的作用是明显的，暗期 2

h的高温处理就几乎完全抑制滞育的发生，导致90.6%的个体继续发育。

2.4 感应高温处理的敏感时段

在昆虫滞育的光周期诱导和解除试验中，人们常采用光脉冲实验来研究日循环中不同时段对光敏感性的差异，为此我们模拟光脉冲实验，在诱导滞育的条件(25℃，L12:D12)下，分别在暗期不同的时段(18:00～22:00、22:00～02:00、02:00～06:00)进行4 h的高温(31℃)处理，以探明该虫在日循环中是否对高温时段也存在着敏感性差异。从图3可看出，该虫在暗期开始后的第一个4 h(18:00～22:00)对高温最敏感，该处理完全抑制了滞育的发生。其它时段(22:00～02:00、02:00～06:00)的高温处理效果稍弱，但也极为有效，滞育率分别只有7.2%和29.9%。

	暗期 Scotophase	光期 Photophase	滞育率(%) Diapause rate	供试虫数 Number of larvae tested
A	5℃	31℃	37.0	81
	15℃	31℃	100	120
	18℃	31℃	100	97
	20℃	31℃	100	122
	22℃	31℃	100	122
	25℃	31℃	100	114
	28℃	31℃	97.5	107
B	31℃	18℃	3.3	63
	31℃	20℃	7.1	84
	31℃	22℃	3.8	80
	31℃	25℃	0	69
	31℃	28℃	0	145

0 12 24

时间 Time (h)

图1 在诱导滞育的光周期(L12:D12)条件下不同的温度组合对环带锦斑蛾幼虫滞育发生的影响

Fig. 1 Incidence of larval diapause in *Pseudopidorus fasciata* at different temperature regimes with the diapause-inducing photoperiod (L12:D12)

A. 光期高温 High temperature in photophase (31℃); B. 暗期高温 High temperature in scotophase (31℃)

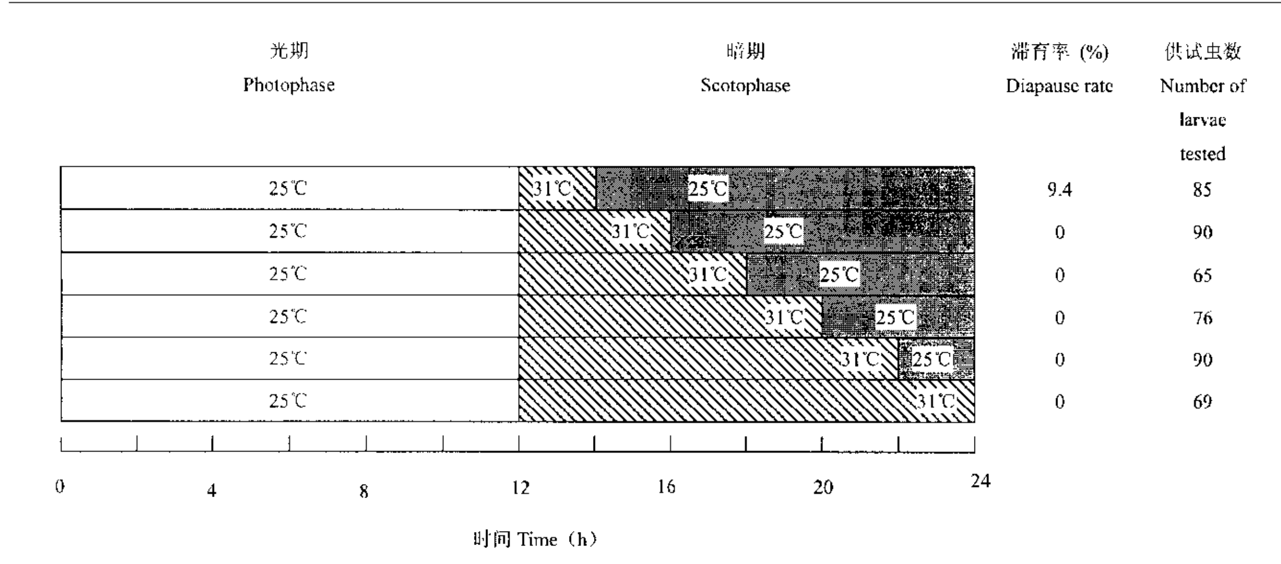


图 2 在诱导滞育的条件(L12:D12,25℃)下,暗期高温(31℃)持续时间对环带锦斑蛾幼虫滞育发生的影响

Fig. 2 Effect of the duration of high-temperature exposure (31℃) in scotophase on the incidence of larval diapause under the condition of L12:D12 and 25℃ in *Pseudopidorus fasciata*

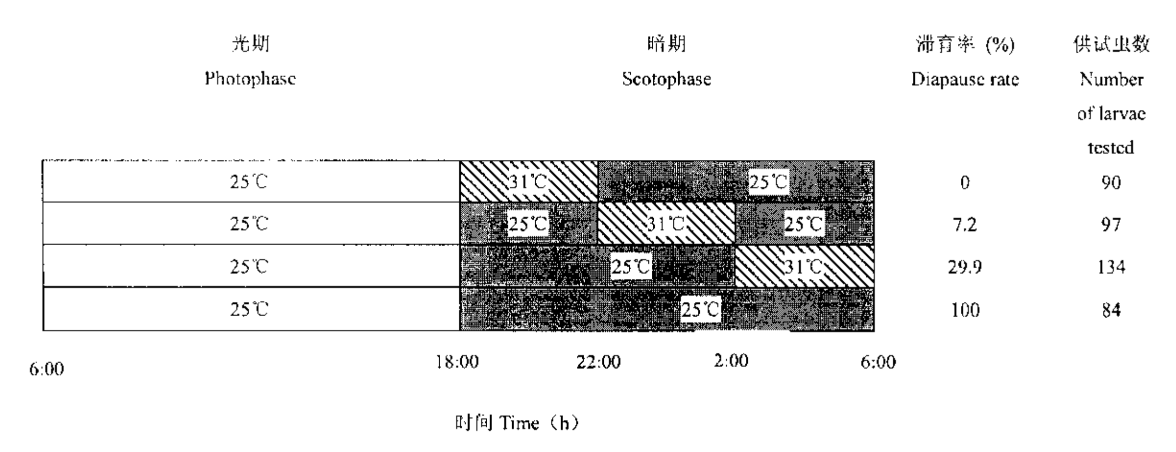


图 3 在诱导滞育的条件(L12:D12,25℃)下暗期 4 h 的高温(31℃)处理对环带锦斑蛾滞育发生的影响

Fig. 3 Effect of a 4h high-temperature (31℃) exposure in scotophase on the incidence of larval diapause under the condition of L12:D12 and 25℃ in *Pseudopidorus fasciata*

3 讨论

31℃的高温完全消除了短日照对环带锦斑蛾幼虫滞育的诱导作用,表明该虫的滞育诱导存在一个高温阈值。这样一个阈值温度可能是昆虫长期适应自然气候形成的一种反应。在自然条件下,高温常伴随长日照,象征着有利于昆虫生长发育的条件,当某一高温配合短日照时,高温对滞育的抑制作用可能占了上风,短日照对滞育的诱导作用的被抑制,因而导致继续发育。30℃的阈值温度已在鳞翅目、双翅目、膜翅目和革翅目的一些长日照昆虫中有报道,例如,以幼虫滞育的苹果小卷蛾 *Cydia pomonella* (Brown, 1985)、欧洲玉米螟 *Ostrinia nubilalis* (Bean and Beck, 1980)和西南玉米螟 *Diatraea grandiosella* (Chippendale and Reddy, 1973);以蛹滞育的澳大利亚棉铃虫 *Heliothis punctigera* (Browning, 1979);以卵滞育的伊蚊 *Aedes dorsalis* (Mulligan, 1980);以成虫滞育的姬蜂 *Pimpla instigator* (Claret, 1978)和马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* (de Kort *et al*., 1981)。在这些昆虫中,30℃导致了昆虫在短日照条件下继续发育。最近,在短日照昆虫大猿叶虫 *Colaphellus bowringi* 滞育的研究中,我们亦发现 30℃明显抑制了长日照对夏季滞育诱导的影响(待发表)。

环带锦斑蛾在不同温度(<30℃)下的光周期反应表明该虫滞育的发生完全取决于暗期长度,当暗长超过临界暗长(10.5 h)时,全部个体进入滞育(Wei *et al*., 2001)。在高温对该虫滞育发生的影响

中，高温亦在暗期发挥了重要作用。当暗期 31℃高温配合光期相对低的温度（15～28℃）时，滞育完全被抑制，全部个体继续发育；而相对低的暗期温度（15～28℃）配合光期 31℃高温时，滞育被诱导（图 1）。这些现象亦发生在其他一些昆虫中，如欧洲玉米螟幼虫饲养在诱导滞育的光周期（L15：D9）条件下，当光期采用 31℃，暗期采用 21℃，90%以上的个体进入滞育；而光期采用 21℃，暗期采用 31℃，仅有 15%的个体进入滞育（Beck，1962）。梨剑纹夜蛾 *Acronycta rumicis* 饲养在诱导滞育的短日照条件下，当光期采用 30℃，暗期采用 17℃时，其滞育率非常高，相当于在恒温 17℃下诱导的滞育率；而当光期采用 17℃，暗期采用 30℃时，滞育的发生率非常低（Goryshin，1964）。相似的结果亦出现在雪毒蛾 *Leucoma salicis*、大菜粉蝶 *Pieris brassicae*（Goryshin，1964）、烟草天蛾 *Manduca sexta* 及其寄生蜂 *Apanteles congregatus*（Thurston，1976）、象甲 *Anthonomus grandis*（Cobb and Bass，1968）、蚊虫 *Wyeomyia smithii*（Bradshaw and Phillips，1980）、茧蜂 *Microplitis croceipes*（Brown and Phillips，1991）和蛀茎夜蛾 *Sesamia monagrioides*（Fantinou and Kagkou，2000）中。然而，在我们最近对大猿叶虫滞育的研究中，白天的高温显得更为重要。当幼虫饲养在 L12：D12 的光周期条件下，光期采用 30℃，暗期采用 20℃，滞育率仅为 15.9%；而光期采用 20℃，暗期采用 30℃，滞育率高达 65.3%（待发表）。

在光周期诱导的环带锦斑蛾幼虫滞育中，高温在夜晚发生作用（抑制滞育发生），具有重要的生物学意义。在自然条件下，9 月上旬孵化的幼虫开始陆续进入冬季滞育，这段时间白天温度常超过 31℃，夜晚的温度则相对较低（常在 28℃以下）。如果高温在光期发挥作用，则 9 月上旬孵化的大部分幼虫能继续发育，到十一月后，才能见到成虫，而其寄主为落叶灌木，十一月初开始落叶，繁殖的后代则因缺乏食物难以为继。因而，该虫对高温形成的这种反应机制（高温在暗期发挥作用），防止了越冬幼虫在秋季高温条件下不适时的发育，确保了该虫适时进入越冬。本研究首次揭示了暗期温度控制滞育的机制在昆虫生活史进化中的适应意义。

图 1 显示了一个非常有趣的现象，当暗期 5℃的低温（低于幼虫的发育起点温度）配合光期 31℃的高温，明显降低了滞育的发生（从 100% 降至 37.0%）。这种现象已在温周期（thermoperiod）诱导滞育的 4 种昆虫中发现，即欧洲玉米螟（Beck，1982）、松毛虫 *Dendrolimus pini*（Geyspits *et al*.，1972）、果蝇 *Drosophila triauraria*（Yoshida and Kimura，1999）和大猿叶虫（待发表），在这 4 种昆虫的温周期反应中，当热期（thermophase）温度超过 30℃，冷期（cryophase）温度低于发育起点温度时，滞育的发生明显降低。然而，导致这种现象的原因目前仍未得到满意的解释。Beck（1982）推测这种影响可能是由于非常低的温度减慢或中止了生物钟控制生理系统的作用所致。我们推测可能是由于幼虫在非常低的温度下，停止了取食和发育，而导致幼虫在高温期取食更多、发育更快。

参 考 文 献 （References）

Bean DW, Beck SD, 1980. The role of juvenile hormone in the larval diapause of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *J. Insect Physiol*., 26: 579－584.

Beck SD, 1962. Photoperiodic induction of diapause in insects. *Biol. Bull*., 122: 1－12.

Beck SD, 1982. Thermoperiodic induction of larval diapause in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *J. Insect Physiol*., 28: 273－277.

Bradshaw WE, Phillips DL, 1980. Photoperiodism and the photic environment of the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. *Oecologia*, 44: 311－316.

Brown IJ, 1985. Influence of methoprene, low temperature, and starvation on the incidence of diapause in the codling moth (Lepidoptera: Tortricidae: Olethreutinae). *Ann. Entomol. Soc. Am*., 78: 376－381.

Brown JR, Phillips JR, 1991. Thermoperiod effects on diapause induction in *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *Envir. Entomol*., 20(5): 1 444－1 446.

Browning TO, 1979. Timing of the action of photoperiod and temperature on events leading to diapause and development in pupae of *Heliothis punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Exp. Biol*., 83: 316－321.

Chippendale GM, Reddy AS, 1973. Temperature and photoperiodic regulation of diapause of the southwestern corn borer, *Diatraea grandiosella*. *J. Insect Physiol*., 19: 1 397－1 408.

Claret J, 1978. The facultative diapause of *Pimpla instigator* (Hymenoptera: Ichmeumonidae). II. The effect of temperature. *Entomophaga*, 23: 411－415.

Cobb PP, Bass MH, 1968. Some effects of photoperiod, temperature, and food on the induction of diapause in boll weevil. *J. Econ. Entomol*, 61: 624－625.

Danks HV, 1987. Insect dormancy: an ecological perspective. Biological Survey of Canada, Ottowa. 114－122.

Dehrens W, 1984. Environmental aspects of insect dormancy. In: Hoffmann KH ed. Environmental Physiology and Biochemistry of Insect. Spring Verlag, Berlin Heidelberg. 67－94.

de Kort CAD, Kahn MA, Bergot BJ, Schooley DA, 1981. The JH titre in the Colorado beetle in relation to reproduction and diapause. In: Pratt

GE，Brook GT eds. Juvenile Hormone Biochemistry. Elsevier/North-Holland，Amserdam. 125 – 134.

Fantinou AA，Kagkou EA，2000. Effect of thermoperiod on diapause induction of *Sesamia nonagrioides*（Lepidoptera：Noctuidae）. *Envir. Entomol.*，29(3)：489 – 494.

Geyspits KF，Goryshin NI，Tyshchenko GF，Simakova TP，1972. The photoperiodic reaction and its role in regulation of the seasonal development of *Dendrolimus pini*. *Zool Zh.*，51（12）：1 823 – 1 835（In Russian with English summary）.

Goryshin NI，1964. Effect of daily rhythms of light and temperature on diapause in Lepidoptera. *Entomol. Rev.*，43（1）：43 – 46.

Masaki S，1980. Summer diapause. *Annu. Rev. Entomol.*，25：1 – 25.

Mulligan FS，1980. Direct induction of embryonic diapause in colonized *Aedes dorsalis*. *Ann. Entomol. Soc. Am.*，73：589 – 592.

Li AQ，Xue FS，2002. The effects of temperature and photoperiod on diapause maintenance and termination in both *Pegomyia bicolor* and its parasitic braconid wasp（*Biostever* sp.）. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*，24（4）：436 – 440.［李爱青，薛芳森，2002. 温度和光周期对双色泉蝇及其寄生蜂泉蝇茧蜂滞育维持和解除的影响. 江西农业大学学报，24（4）：436 – 440］

Tauber MJ，Tauber CA，Masaki S，1986. Seasonal adaptations of insect. Oxford University Press，New York and Oxford. 135 – 151.

Thurston R，1976. Diapause induction in *Manduca sexta* and *Apanteles congregatus* by high scotophase temperature. *Envir. Entomol.*，5：626 – 627.

Wei XT，Xue FS，Li AQ，2001. Photoperiodic clock of diapause induction in *Pseudopidorus fasciata*（Lepidoptera：Zygaenidae）. *J. Insect Physiol.*，47：1 367 – 1 375.

Xue FS，Kallenborn HG，1998. Control summer and winter diapause in *Pidorus euchromioides*（Lepidoptera：Zygaenidae）on Chinese sweetleaf *Symplocos chinensis*. *Bull. Entomol. Res.*，88：207 – 211.

Yoshida T，Kimura MT，1999. Complex effects of thermoperiod and temperature pulse on the photoperiodic clock in *Drosophila triauraria*（Diptera：Drosophilidae）. *Appl. Entomol. Zool.*，34（3）：303 – 308.

（责任编辑：袁德成）